植 物 分 类 学 报 44 (5): 538–550(2006)
Acta Phytotaxonomica Sinica

doi:10.1360/aps050077
http://www.plantsystematics.com

蚬木的大孢子发生与胚囊发育兼论蚬木属的系统亲缘

高 辉 唐 亚* 张立芸
(四川大学环境科学与工程系 成都 610065)

Megasporogenesis and embryo sac development in *Excentrodendron hsienmu* (Malvaceae) with reference to the systematic affinities of *Excentrodendron*

GAO Hui TANG Ya* ZHANG Li-Yun
(*Department of Environmental Sciences and Engineering, Sichuan University*, Chengdu 610065, China)

Abstract Segregation of *Excentrodendron* and *Burretiodendron* has hardly been accepted despite their distinct pollen morphology. Megasporogenesis and embryo sac development were studied in *Excentrodendron hsienmu* in order to examine the basis of segregation of *Excentrodendron* and *Burretiodendron* and to study the affinity of *Excentrodendron*. *Excentrodendron hsienmu* is dioecious and a large number of flower buds developed every year on mature male and female trees but flower blossoming and fruiting did not occur every year and there was a cycle of 3–4 years. Staminate and pistillate flowers were not distinguishable in the early development stages since both microsporogenesis and megasporogenesis were observed in staminate and pistillate flowers, respectively. Megasporogenesis in staminate flowers degenerated after demarcation of megaspore mother cell or rarely after megaspore tetrads. The monosexual flowers of *Excentrodendron* were probably derived from bisexual flowers. The ovule was anatropous, bitegmic, and crassinucellate. The primary archesporium of ovules consisted of usually one cell and integument initials were not demarcated at the time of the differentiation of the archesporium. The outer and inner integument of the mature embryo sac was 3–4 and 3 cells thick, respectively. The megaspore mother cell was usually deeply seated in the nucellus before meiosis and gave rise to a linear or rarely T-shaped tetrad. The development of embryo sac conforms to the *Polygonum* Type. Degeneration was observed commonly after demarcation of megaspore mother cells; 88% of embryo sacs degenerated and only 9% of ovules developed to seeds. *Excentrodendron* shares with *Burretiodendron* a number of plesiomorphic characters that are commonly found in members of Malvales. It differs from *Burretiodendron* mainly in the thickness of the inner integument which is 3 cells thick in *Excentrodendron* but 4–5 in *Burretiodendron*. In addition, archesporium is usually unicelled in *Excentrodendron* but multicelled in *Burretiodendron*. Segregation of *Excentrodendron* is therefore supported by the present study. Embryologically, *Excentrodendron* differs also from *Pterospermum,* Dombeyeae, and other taxa of the expanded Malvaceae, mainly in the thickness of integuments and number of archesporial cells. The present study does not support the placement of *Excentrodendron* in the tribe Dombeyeae of Malvaceae s.l.

2005-05-09 收稿, 2006-03-14 收修改稿。
基金项目: 国家自然科学基金(30170074); 教育部振兴计划资助(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30170074, and Promotion Program of the Ministry of Education of China)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: tangya999@gmail.com)。

Key words *Excentrodendron*, megasporogenesis, embryo sac development, *Burretiodendron*, systematic affinity, Malvales.

摘要　蚬木*Excentrodendron hsienmu*雌雄花在发育早期均有小孢子和大孢子的早期发育, 难以区分。蚬木子房5室, 具中轴胎座, 每室2胚珠; 胚珠倒生, 厚珠心, 双珠被, 成熟胚囊内珠被3层细胞, 外珠被3–4层细胞, 内外珠被共同形成之字形珠孔; 单细胞孢原, 大孢子四分体主要为线形, 稀为T形, 通常合点端大孢子为功能大孢子, 胚囊为蓼型; 在大孢子发生和胚囊发育时期有退化现象, 成熟胚囊时期退化率和种子退化率分别达88%和91%。蚬木属*Excentrodendron*在内外珠被层数上与柄翅果属*Burretiodendron*明显不同, 也与翅子树属*Pterospermum*、非洲芙蓉族Dombeyeae不同。蚬木属与柄翅果属的分离一直没有得到广泛接受, 但胚胎学证据支持蚬木属的建立; 与广义锦葵科Malvaceae s.l.其他属胚胎学资料的比较表明, 蚬木属在广义锦葵科中较孤立。

关键词　蚬木属; 大孢子发生; 雌配子体发育; 柄翅果属; 系统地位; 锦葵目

锦葵目Malvales曾是被子植物中研究较少的一个类群, 但从20世纪90年代以来受到广泛关注, 开展了形态学研究(Judd & Manchester, 1997)和大量的分子系统学研究(Bayer et al., 1998, 1999; Alverson et al., 1999; Nyffeler & Baum, 2000; Whitlock et al., 2001; Pfeil et al., 2002; Li et al., 2004; Baum et al., 2005; Silva & Figueira, 2005; Tate et al., 2005), 从而增进了对锦葵目系统发育关系的理解, 揭示出传统上作为锦葵目成员的杜英科Elaeocarpaceae与锦葵目没有很近的关系而移出锦葵目, 作为科处理的椴树科Tiliaceae、梧桐科Sterculiaceae、木棉科Bombacaceae和锦葵科Malvaceae的每一个科均非单系类群, 但它们整体构成一个自然类群, 因此将其合并成为一个包含9个亚科的广义锦葵科Malvaceae s.l. (Bayer et al., 1999), 但科内许多类群的关系仍然不清楚, 解决这些问题需要研究这些系统关系不确定类群的亲缘关系(Whitlock et al., 2001; Baum et al., 2005)。

蚬木属*Excentrodendron* H. T. Chang & R. H. Miau是一个仅包含1–2种的单型或少型属(唐亚, 未发表), 是从柄翅果属*Burretiodendron* Rehd.分离出来的(张宏达, 缪汝槐, 1978), 但这种划分几乎没有得到除著者以外的其他学者承认(Zhuge, 1990; 吴征镒, 1991; Brummitt, 1992; APG, 2003; Bayer & Kubitzki, 2003)。此外, 蚬木属是锦葵目中一个亲缘关系不清楚的类群, 与蚬木属或柄翅果属近缘的类群主要包括传统椴树科的*Luehea* Willd.、一担柴属*Colona* Cav.、滇桐属*Craigia* W. W. Smith & Evans、*Schoutenia* Korth.、*Sicrea* Hall. f.(Rehder, 1936; Kostermans, 1961; 张宏达, 缪汝槐, 1978; Zhuge, 1990)和传统梧桐科的翅子树属*Pterospermum* Schreber、非洲芙蓉族Dombeyeae等(Tang, 1998; Bayer et al., 1999; Bayer & Kubitzki, 2003)。

蚬木*Excentrodendron hsienmu* (W. Y. Chun & F. C. How) H. T. Chang & R. H. Miau是蚬木属的模式, 局限分布于中国广西和云南及其临近的越南、老挝, 是石灰岩季雨林的特征物种和我国著名硬木之一。由于缺乏有效保护, 国内的蚬木种群数量近30年来一直下降, 而且由于人为砍伐, 导致天然更新不良, 已经表现出渐危状况(Tang et al., 2005), 被列为国家二级保护植物。为了研究蚬木属的建立是否合理, 探讨蚬木属的亲缘关系和揭示蚬木渐危的生物学原因, 我们开展了蚬木的繁殖生物学研究。本文报道蚬木大孢子发生和胚囊发育的研究结果。

1 材料和方法

2002年至2004年对位于云南省红河哈尼族彝族自治州金平苗族瑶族傣族自治县的1个蚬木居群(东经103.14336º, 北纬22.66589º, 海拔430–530 m)进行了连续野外观察研究, 于2002年和2003年采集雌、雄株发育早期的花芽, 又于2004年采集雌、雄株各个发育时期的花芽和花, 并观察到蚬木在2004年开花结实。采集的材料野外用FAA或FPA(70%乙醇:福尔马林:丙酸=90:5:5)固定。为了研究种子发育情况, 2004年11月采集蚬木果实。凭证标本(*Gao 178*)存于四川大学标本馆(SZ)。

固定的材料采用常规石蜡切片法, 切片厚度8–10 µm, 用番红-固绿对染或爱氏苏木精-PAS反应对染, 用Zeiss Axioskop 40光学显微镜观察并照相。对采集的果实, 统计饱满种子数目, 计算种子发育率。

2 观察结果

2.1 花

蚬木为雌雄异株植物, 雌花常单生或稀2花组成聚伞花序, 雄花3–12朵组成复聚伞花序。成熟的雌雄株每年都有大量的花芽发育, 但通常每3–4年开一次花, 在不开花结实年, 其雌雄花花芽在生长至4–5 mm长后即停止增大, 之后逐渐萎缩、变干而脱落。

2.2 开花结实年雌蕊的结构

2.2.1 花柱及柱头 花柱极短。未成熟柱头的腹面具乳头状突起, 背面较平滑, 无乳头状突起; 成熟柱头棒状5裂, 腹面的乳头状突起十分发达。

2.2.2 子房 子房上位, 5室; 中轴胎座(图1), 每室2胚珠。在大孢子母细胞减数分裂阶段, 子房表面开始出现盾状细胞; 其后, 这种细胞开始分裂, 成为2个、4个细胞或4个以上细胞的集合体。这种细胞集合体很快将子房表面完全覆盖。

2.2.3 不育雄蕊和退化雄蕊的结构 雌花雄蕊每5–6个的基部合生为1束, 其花丝和花药明显可分, 小孢子具早期发育, 但通常仅发育至小孢子母细胞后即停止, 成为不育雄蕊。退化雄蕊条状, 无花药, 与不育雄蕊束相间排列, 其纵切面由7–10层细胞构成, 解剖结构

→

图**1–12** 蚬木的大孢子发生与胚囊发育 **1.** 子房横切面, 示子房及胎座数。**2–12.** 子房纵切, 珠孔端向上。**2.** 单细胞孢原(箭头所指)。**3.** 内外珠被发生。**4.** 多细胞孢原(箭头所指)。**5.** 造孢细胞和周缘细胞。**6–9.** 大孢子母细胞发育与珠被发育。**7.** 左右排列的大孢子母细胞, 其中一个退化。**10.** 大孢子母细胞。**11.** 功能大孢子退化。**12.** 大孢子母细胞退化。

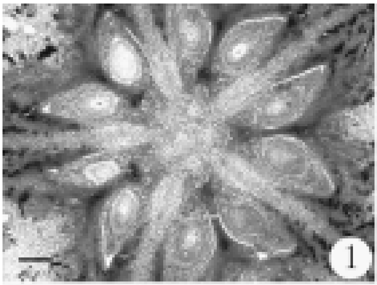
Ar, 孢原细胞; II, 内珠被; OI, 外珠被; PC, 周缘细胞; Spo, 造孢细胞。

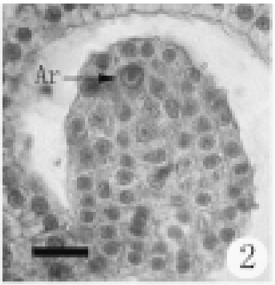
标尺: 1, 200 µm; 2–9, 50 µm; 10–12, 20 µm。

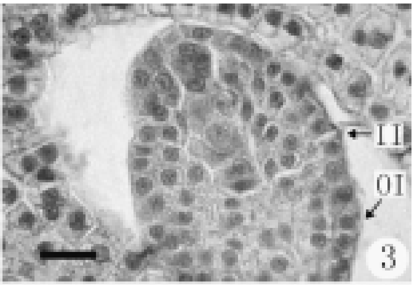
Figs. 1–12. Megasporogenesis and embryo sac development of *Excentrodendron hsienmu*. **1.** Transverse section of ovary indicating locules and placenta. **2–12.** Longitudinal sections of embryo sacs with micropylar end upward. **2, 4.** Archesporial cells (arrows). **3.** Initiation of integuments. **5.** Sporogenous cell and parietal cell. **6–9.** Different developmental stages of megaspore mother cells and development of integuments. **7.** Two side by side megaspore mother cells, with one degenerating. **10.** Megaspore mother cell. **11.** Degenerating functional megaspore. **12.** Degenerating megaspore mother cells.

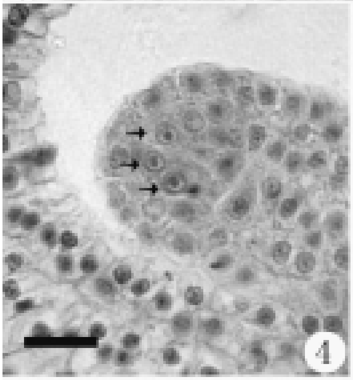
Ar, archesporial cell; II, inner integument; OI, outer integument; PC, parietal cell; Spo, sporogenous cell.

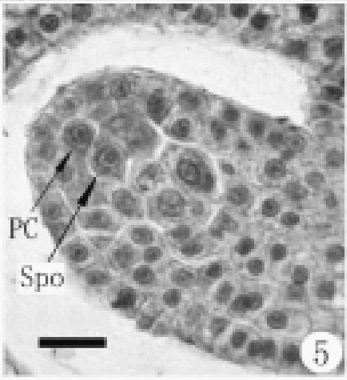
Scale bars: 1, 200 µm; 2–9, 50 µm; 10–12, 20 µm.

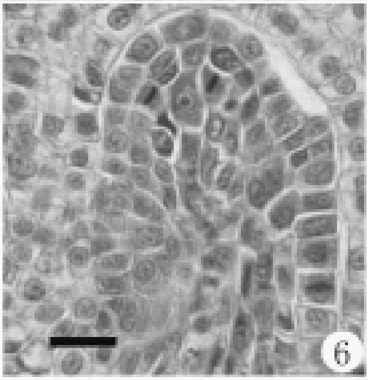

1

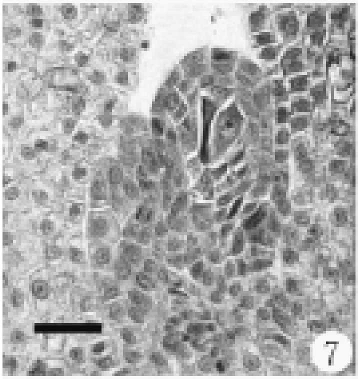

Ar
2

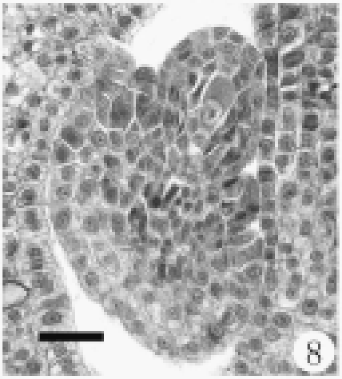

II
OI
3

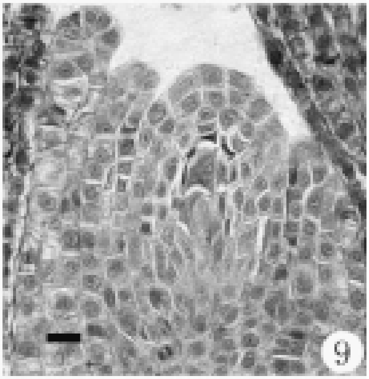

4

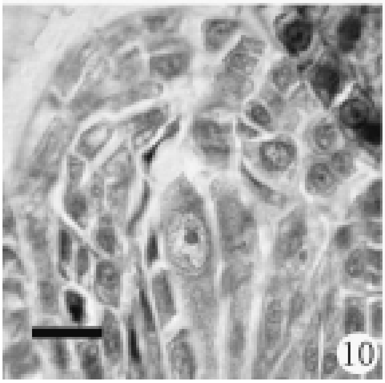

PC
Spo
5

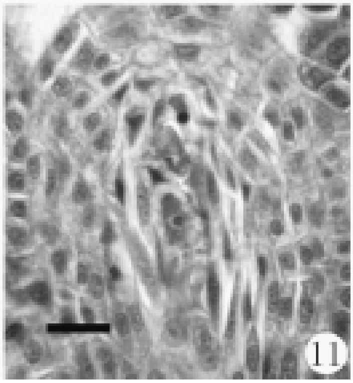

6

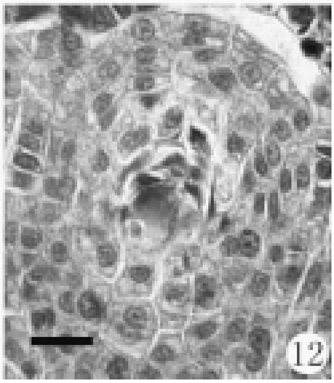

7


8


9


10


11


12

与花丝相似。在成熟雌花中，退化雄蕊与不育雄蕊的花丝基本等长。

2.2.4 大孢子发生 孢原为单细胞，偶见多细胞(图2，4)。孢原细胞经一次平周分裂，形成内外2个细胞(图5)，外面是体积较小的周缘细胞，里面是体积较大的造孢细胞；周缘细胞平周分裂，参加珠心组织的形成，为厚珠心胚珠；造孢细胞细胞质浓厚，染色深，体积逐渐增大，直接发育为大孢子母细胞。大孢子母细胞较大，细胞质染色深，细胞核大，核仁明显(图8)，在减数分裂前，大孢子母细胞的细胞核逐渐移动到珠孔端(图10)，大孢子母细胞经两次分裂形成四分体(图13，14，16)，四分体多排列成线形，极少数为T形；通常四分体合点端大孢子发育为功能大孢子，珠孔端的3个大孢子退化，极少数是珠孔端第一个或第三个大孢子发育，但大量观察发现，这些非合点端大孢子发育的胚囊均出现不同程度的退化。功能大孢子的细胞质浓厚，染色较深，细胞核大，核仁明显，其细胞核从近合点端逐渐移向珠孔端。

在大孢子发生过程中还观察到一些现象。在同一胚囊中的2个大孢子母细胞前后排列(图32)或左右排列(图33)；在大孢子母细胞发育中后期，2个大孢子母细胞中的1个退化为无细胞核仅余细胞质的细胞(图7)；还观察到2个或3个并列排列的线形四分体，其中只有1个四分体发育(图15)或全都不发育。

此外，在孢原细胞发育为造孢细胞的过程中，在其下发育一群特殊的细胞(图3)，其形态与造孢细胞相似，但至大孢子母细胞时期及其以后就再没有观察到。

在大孢子母细胞和小孢子母细胞时期之前，雌花和雄花的早期胚胎发育极为相似，难以区分雌雄花。

2.2.5 雌配子体发育 功能大孢子的细胞核极为明显，细胞质浓厚，经一次有丝分裂形成二核胚囊，有时在该阶段还可观察到未完全退化的其他大孢子四分体细胞，二核胚囊的两个核位于胚囊中部，染色深，其后液泡扩大，两个核分别移到珠孔端和合点端，并以细胞质索相连(图17，18)；二核胚囊进一步分裂为四核胚囊，四核胚囊的4个核近等大，2个位于合点端，2个位于珠孔端，均左右并列排列，其间以细胞质索相连，细胞核和细胞质染色均较深(图21，22)；四核胚囊进一步发育为成熟胚囊，由7细胞8核组成，珠孔端为由1个卵细胞和2个助细胞组成的卵器，卵细胞核大，细胞质染色深，合点端3个反足细胞呈倒品字形排列，中央细胞的2个极核分别靠近珠孔端和合点端(图23, 24)。蚬木的胚囊发育为单孢子蓼型胚囊。

→

图13–24 蚬木子房纵切，珠孔端向上 **13, 14, 16.** 大孢子母细胞减数分裂形成四分体的过程。**15.** 左右排列的四分体，其中一个退化。 **17, 18.** 同一胚囊连续切片，二核胚囊。**19, 20.** 退化的胚囊。**21, 22.** 同一胚囊连续切片，四核胚囊。**23, 24.** 同一胚囊连续切片，成熟胚囊。

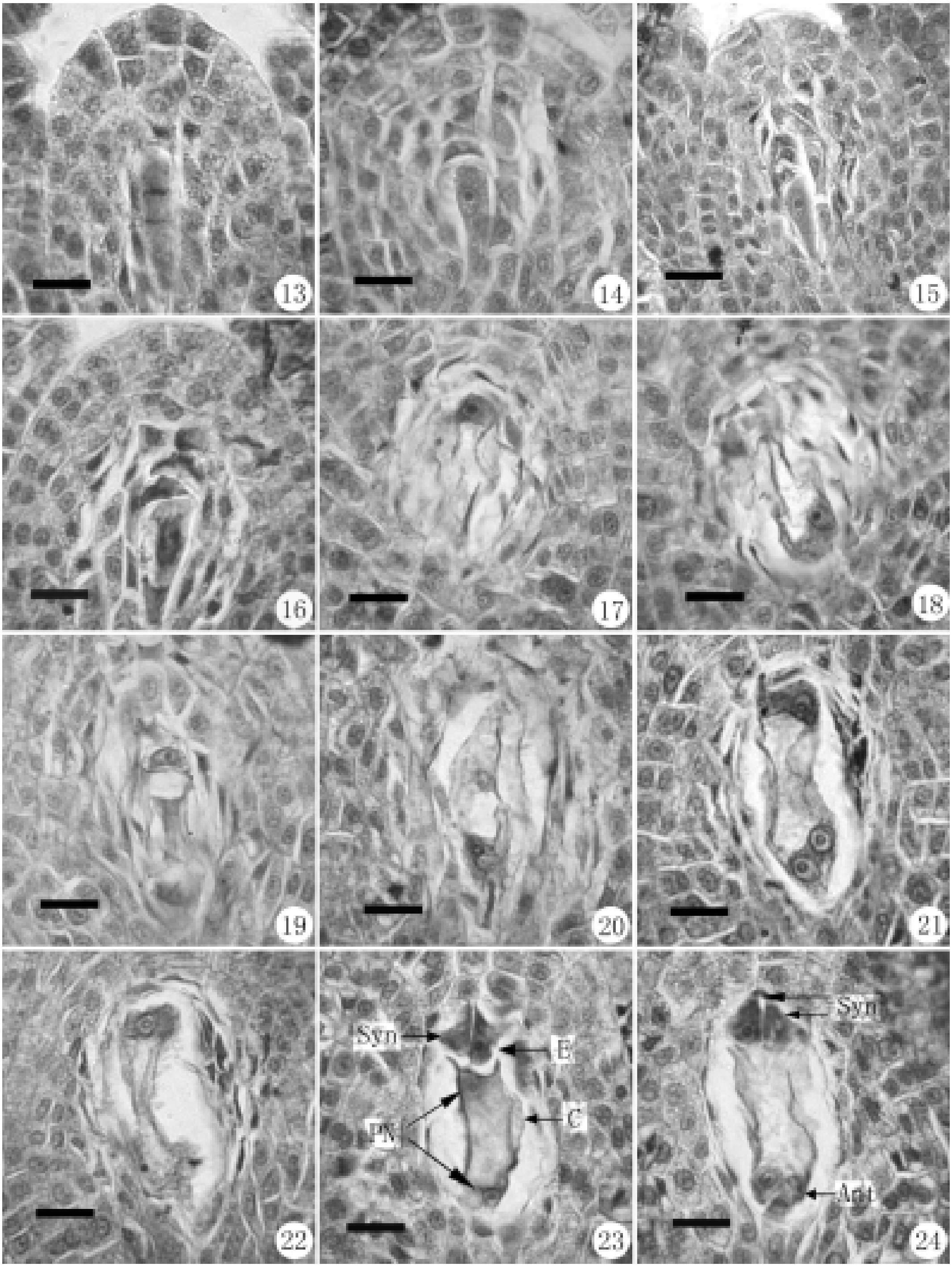
Ant, 反足细胞; C, 中央细胞; E, 卵细胞; PN, 极核; Syn, 助细胞。

标尺: 13–24, 20 μm。

Figs. 13–24. Longitudinal sections of embryo sacs of *Excentrodendron hsienmu*, with micropylar end upward. **13, 14, 16.** Meiosis of megaspore mother cells, resulting in linear megaspore tetrad. **15.** Side by side megaspore tetrad, with one degenerating. **17, 18.** Consecutive sections, showing 2-nucleate embryo sac. **19, 20.** Degenerating embryo sac. **21, 22.** Consecutive sections of 4-nucleate embryo sac. **23, 24.** Consecutive sections of 8-nucleate embryo sac.

Ant, antipodal cells; C, central cell; E, egg; PN, polar nucleus; Syn, synergid cell.

Scale bars: 13–24, 20 μm.


13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
Syn
E
PN
C
23
Syn
Ant
24

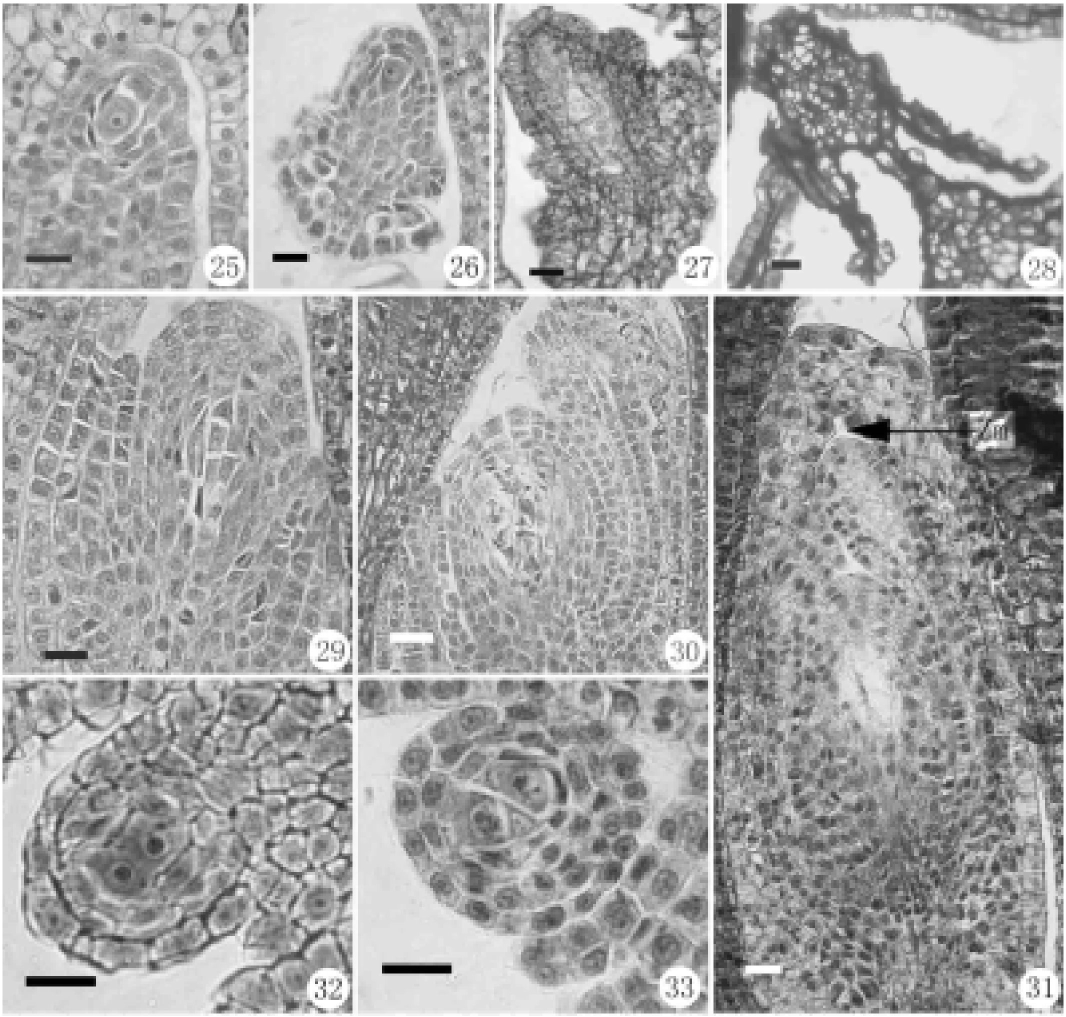


图25–33 蚬木子房纵切 **25, 26.** 雄花退化雌蕊的大孢子母细胞及珠被发生、发育。**27.** 雄花退化雌蕊的大孢子四分体。**28.** 雄花退化心皮。**29–31.** 雌花珠被发育。**30, 31.** 退化的胚囊。**31.** 之字形珠孔。**32.** 前后排列的大孢子母细胞。**33.** 左右排列的大孢子母细胞。
Zm, 之字形珠孔。
标尺: 25–27, 20 μm; 28–33, 50 μm.

Figs. 25–33. Longitudinal sections of embryo sacs of *Excentrodendron hsienmu*. **25, 26.** Megaspore mother cells and initiation and development of integuments in degenerating pistil of staminate flowers. **27.** Linear megaspore tetrad of degenerating pistil of staminate flowers. **28.** Degenerating carpel of degenerated pistil of staminate flowers. **29–31.** Development of integuments of pistillate flowers. **30, 31.** Degenerated embryo sac. **31.** Zigzag micropyle formed by inner and outer integuments. **32.** Two megaspore mother cells on top of one another. **33.** Two megaspore mother cells side by side.
Zm, zigzag micropyle.
Scale Bars: 25–27, 20 μm; 28–33, 50 μm.

2.2.6 珠被发生和发育 内外珠被几乎同时发生(图3)。在孢原细胞早期，珠被原基还未分化(图2)；在大孢子母细胞早期珠心细胞仅分裂1–2次时，珠被原基在珠心的基部发生(图3，6)；外珠被生长发育快于内珠被(图7–9，29)，在二至四核胚囊时期，外珠被逐渐将内珠被包围；到成熟胚囊时，外珠被多为3层细胞，少数为4层，内珠被3层细胞，共同形

成之字形珠孔(图31), 此时胚珠完全倒生。

2.2.7　大孢子和胚囊的败育　在孢原细胞和造孢细胞阶段未观察到这二者的败育, 但从大孢子母细胞开始后的各个时期, 都观察到大孢子或胚囊败育, 败育率随时间推移而增加。在观察的78个成熟胚囊时期中, 有69个败育, 9个发育正常, 败育率达88%。大孢子和胚囊败育的现象主要包括: 大孢子母细胞逐渐萎缩, 最终成为染色浓厚的细胞残迹(图12); 大孢子母细胞减数分裂时期, 大孢子细胞质退化, 仅余一个染色较浅的细胞核; 功能大孢子染色非常浓厚, 其后分裂异常, 细胞质先于细胞核消解, 最后变为一个空腔, 余下一些残留物(图11, 19, 20, 30, 31)。而珠心细胞及珠被细胞却发育正常。

2.3　不开花年大孢子发生

根据2002–2004连续3年的野外观察, 不开花年蚬木成熟雌株的花芽数量与开花结实年几乎没有区别, 但除极少数以外, 绝大部分的花芽未开即脱落。对不开花年大量雌花花芽切片的观察发现, 胚珠发育停滞在孢原细胞或造孢细胞时期, 没有再进一步发育, 孢原为单细胞或多细胞, 在孢原细胞下发育一群特殊的细胞; 未观察到珠被发育。

2.4　雄花的败育雌蕊大孢子发生和胚囊发育

对采集材料的观察发现, 所有雄花都有雌蕊的早期发育, 但都不能发育成熟而败育, 而且比雌花的雌蕊小, 其大孢子发生与不开花年雌花的大孢子发生类似。败育雌蕊胚珠的珠被在大孢子母细胞时期才开始发生和发育(图25, 26), 而此时花粉已经处于减数分裂后期至单核靠边期。大孢子母细胞减数分裂后形成的线形四分体染色较浅, 珠孔端的大孢子最大, 此时珠被也仅部分发育(图27), 而花粉已经发育到单核靠边期至双核花粉期。之后, 珠心细胞退化、萎缩, 导致大孢子细胞接近珠心表皮, 而且大孢子细胞质基本消失, 仅余染色较浅的细胞核。开花后, 珠心、珠被和大孢子细胞全部消失, 仅剩细胞残余(图28)。雄花败育雌蕊的柱头无乳头状突起, 子房外壁表面的盾状细胞虽然也在较早时期发生, 但其发育较为迟缓, 大多数不进行分裂, 且数量较少, 不能完全覆盖子房表面。

雄花退化雌蕊的大孢子发生(图25)与雌花大孢子发生(图6)在横切面上很相似, 难以区别。

2.5　能育种子数量

蚬木的果实为蒴果, 在2004年采集的351个果实中, 有种子315粒, 种子数量仅占应孕育种子总数的9%, 败育率高达91%。

3　讨论

3.1　蚬木胚胎发育及其保护生物学意义

细胞退化是蚬木雌配子体发育中的一个突出特征。蚬木有一个3–4年的开花结实周期, 在蚬木雌花开花结实年, 高达88%的成熟胚囊败育, 果实中能育种子数也仅占应孕育种子总数的9%。从繁殖生物学意义上讲, 低的种子产量对蚬木的繁殖不利, 蚬木可能会因为能育种子比例过低而影响种群的个体数量。但蚬木在结实年能够产生大量能育种子, 我们的野外调查也证实了这一点。在蚬木居群雌株附近的蚬木幼苗特别多(Tang et al., 2005), 说明即使在败育率很高的情况下, 蚬木也能产生足够保证其种群数量的种子, 似

乎没有受到有性生殖过程中胚囊败育率高这一因素的影响，这与上述蚬木可能会因为孕育的种子比例过低而逐渐降低其种群的个体数量的推论相反。所以，蚬木胚囊的高败育率及其在蚬木繁殖策略中的意义有待深入研究。

3.2 蚬木花的性别

在蚬木开花结实年和不开花年，雌花和雄花的早期胚胎发育阶段十分相似。在开花结实年，在雄花和雌花中都观察到小孢子和大孢子的早期发生阶段，在小孢子母细胞之前和大孢子造孢细胞时期之前，雌雄花难以区别，在这之后，二者的发育完全不同。雌花的胚珠最终发育成熟而雄蕊完全败育，雄花的小孢子母细胞发育为正常的花粉而雌蕊败育。在不开花年，大孢子的发育缓慢，在大量的材料中只有很少几个有发育的初期阶段，但小孢子发育阶段却相对多一些，少数可以发育至成熟花粉时期，但这些花粉没有开花结实年的花粉饱满(Tang et al., 2006)。

较早有研究报道蚬木属的花两性，并作为与柄翅果属相区别的一个重要特征(张宏达，缪汝槐, 1978)。本研究所获得的证据说明，蚬木是雌雄异株，没有两性花。锦葵目是以两性花为特征的，仅少数类群(如苹婆族Sterculieae)是以单性花、雌雄异株、无花瓣为特征的，但蚬木的花形态与苹婆族的花(Hutchinson, 1967)差异很大。关于锦葵目两性花和单性花在演化上的意义研究较少，有研究者认为雌雄异株的梧桐科是锦葵目最原始的类群(Rao, 1952a)。根据通讯作者对锦葵目不同类群的研究，虽然还不能确定单性花在锦葵目是否一次发生，但就所研究过的类群来看，蚬木属和柄翅果属无疑是研究锦葵目单性花发育的一个有意义的类群。对蚬木、柄翅果*Burretiodendron esquirolii* (Lévl.) Rehd. 和元江柄翅果*B. kydiifolium* Y. C. Hsu & R. Zhuge雌雄花的形态学比较研究发现，在成熟的蚬木雌花中，不育雄蕊与雄花的可育雄蕊明显不同(唐亚等，未发表)，在柄翅果成熟雌花中，不育雄蕊与可育雄花的雄蕊区别较小，以至曾因此将单性花误认为两性花(张宏达，缪汝槐，1978)，而元江柄翅果雌花的不育雄蕊与雄花的能育雄蕊在外观和大小上相似，但没有花粉(Tang, 1998)，这3个种可能反映了花性别发育的不同阶段。目前的研究结果还不能确定蚬木属的单性花是由两性花发育而来，或者是由单性花向两性花发育，但从锦葵目花的发育和演化来看，我们推测蚬木属的单性花是从两性花演化而来。

3.3 蚬木属与柄翅果属的关系

蚬木属与柄翅果属在花和果实形态上非常相似，没有明显的区别特征，所以蚬木属的建立一直未得到除著者以外的其他学者承认(Zhuge, 1990; 吴征镒，1991; Brummitt, 1992; APG, 2003; Bayer & Kubitzki, 2003)。但广义柄翅果属有2种区别明显的花粉类型，每种花粉类型所包含的种类分别与蚬木属和柄翅果属的范围一致(Tang & Gao, 1993)，因为锦葵目中尚无任何一个属具有多型花粉，说明二者的划分可能是合理的；最近的nrDNA序列研究也发现蚬木属和柄翅果属构成两个关系密切的姊妹类群(Li et al., 2004)。在大孢子发生及胚囊发育方面，蚬木与柄翅果属的元江柄翅果(Tang, 1998)有许多在被子植物中普遍存在的共同特征，如倒生胚珠、蓼型胚囊、双珠被、厚珠心和通常合点端大孢子为功能大孢子；此外，二者还具有内外珠被几乎同时发生、内珠被在前期发育比外珠被慢、在成熟胚囊中共同形成之字形珠孔、在造孢细胞下边发育一群特殊细胞等特征。但蚬木与柄翅果属在珠被细胞层数和大孢子孢原细胞数等方面有明显区别：蚬木的大孢

子发生主要为单细胞孢原，成熟胚囊内珠被3层细胞，外珠被3–4层；而元江柄翅果的大孢子发生为多细胞孢原，成熟胚囊的内珠被5层细胞，外珠被3–4层细胞(Tang, 1998)；柄翅果的成熟胚囊内珠被4层细胞，外珠被3层细胞(高辉等，未发表)。从内珠被的细胞层数来看，蚬木为3层，柄翅果为4层，而元江柄翅果为5层，是一个逐渐变化的系列，这种系列与三者不育雄蕊与雄蕊的相对大小的系列相似，但这一系列的系统学意义还有待进一步研究。根据对锦葵目胚胎学研究文献(Rao, 1949, 1950, 1951, 1952b, c, 1954a, b; Tang, 1992a, b, 1998; Tang & Pan, 1994)的比较，在所有研究过的类群中，珠被细胞层数在属内是一个稳定的性状，因此，胚胎学特征支持蚬木属与柄翅果属的分离。

3.4　蚬木属在锦葵目中的系统地位

在系统位置方面，广义柄翅果属一直作为传统椴树科成员，但Tang(1998)对元江柄翅果大孢子发生和胚囊发育的研究揭示其与传统梧桐科的翅子树属较近，而与椴树科的成员明显不同。在基于分子系统学研究结果建立的广义锦葵科中，传统锦葵目各科中许多属和族的位置有很大的变动(Alverson et al., 1998, 1999; Bayer et al., 1999)，在这一新的系统中(Bayer et al., 1999; Bayer & Kubitzki, 2003)，柄翅果属包含了蚬木属，与非洲芙蓉族、火绳树属*Eriolaena* DC.、原属于山芝麻族Helictereae的翅子树属等共同构成非洲芙蓉亚科Dombeyoideae，下面主要讨论蚬木属与这些类群的关系。

在胚胎学特征上，蚬木属与翅子树属(Rao, 1949, 1952b)所具有的共同特征大都是在被子植物中普遍存在的，如倒生胚珠、线形大孢子四分体、蓼型胚囊、厚珠心、双珠被，并不能提供足够的系统发育信息，但二者在造孢细胞下发育一群特殊的细胞、内珠被的发育比外珠被慢等特征则是仅在少数类群中观察到的现象。除此以外，二者有明显不同的胚胎学特征，主要包括：翅子树属的外珠被3–4层细胞，内珠被4–5层细胞，大孢子孢原为多细胞，偶有多胚囊，外珠被先于内珠被发生，胚囊助细胞具钩，中央细胞二核近珠孔端，反足细胞在胚囊成熟时退化；而蚬木属的外珠被3–4层细胞，内珠被3层细胞，大孢子孢原主要为单细胞，内外珠被几乎同时发生，胚囊助细胞未见钩，反足细胞的退化较晚。进一步比较分析蚬木属、柄翅果属和翅子树属的胚胎学特征，可以看出翅子树属与柄翅果属更为接近(Tang, 1998)，但在大孢子造孢细胞下面发育一群特殊的细胞，则为这3个属共有而未在其他属观察到的特征，表明它们有一定的密切关系。Rao(1949, 1952b)认为这种特殊的细胞群是营养细胞，且能使与其紧邻的大孢子细胞发育为功能大孢子细胞，但蚬木胚胎发育中的特殊细胞群则在大孢子母细胞时期就基本消失，其功能还值得进一步研究。在花形态上，翅子树属花两性、具花萼筒和雄蕊柱、雄蕊15、花药药隔伸长成突尖、子房每室胚珠多数、种子具翅等特征(唐亚，1992a)与蚬木属和柄翅果属明显不同；其外壁具刺的花粉也与蚬木属球形、具粗网状纹饰的花粉不同，但与柄翅果属的花粉非常相似。可见，从胚胎学特征、花形态学和花粉形态上，蚬木属与翅子树属有较明显的差异，而柄翅果属与翅子树属更为相近。

非洲芙蓉族仅有个别类群的胚胎学研究(Tang & Pan, 1994)，因田麻属*Corchoropsis* Sieb. & Zucc.与该族十分相似，有时也将其作为该族成员处理。本文将其作为非洲芙蓉族成员。蚬木属与非洲芙蓉族的梅蓝属*Melhania* Forsk.(Tang & Pan, 1994)和田麻属(Tang, 1992b)相比，除都具有倒生胚珠、蓼型胚囊、厚珠心、双珠被、大孢子孢原主要为单细

胞、线形四分体、合点端大孢子为功能大孢子、内外珠被共同形成之字型珠孔外，二者的不同主要表现在内外珠被的发生与珠被厚度等特征上。梅蓝属和田麻属的外珠被先于内珠被发生，外珠被均为2层细胞、内珠被分别为3和4层细胞(Tang, 1992b; Tang & Pan, 1994)，与蚬木不同。在花形态特征上，非洲芙蓉族的花两性，雄蕊群在基部合生形成一个包围子房的筒，花萼和花瓣常宿存等也与蚬木属不同(Tang, 1992b; 唐亚, 1992c)；蚬木属柱头5裂、棒状的特征也未在非洲芙蓉族中观察到。若将蚬木属作为非洲芙蓉族成员处理，则会使现在较为一致的族变得异质。

较早对翅子树属的研究曾将该属建立为一个族(唐亚, 1992a)，但未引起重视。从目前的研究来看，蚬木属、翅子树属可能各自构成不同的族，共同置于非洲芙蓉亚科。

3.5 与锦葵目其他类群的比较

与传统锦葵目核心成员科其他类群的胚胎学特征(Rao, 1950, 1951, 1952c, 1954a, b; Davis, 1966; Johri, 1992)比较，可以看出蚬木在倒生胚珠、蓼型胚囊、厚珠心、线形或T形大孢子四分体、功能大孢子位于合点端、双珠被等特征上与锦葵目其他类群相似，但也有明显差异，主要表现在珠被形态及其与珠孔的关系。黄麻属*Corchorus* L.和刺蒴麻属*Triumfetta* L.成熟胚囊珠孔仅由外珠被形成，而*Entelea* R. Br.的珠孔则仅由内珠被形成；椴树属*Tilia* L.、黄麻属、刺蒴麻属、*Entelea*的内珠被为3层，外珠被2层；马松子属*Melochia* L.、蛇婆子属*Waltheria* L.的内珠被为4或6–7层细胞；木棉属*Bombax* L.、瓜栗属*Pachira* Aubl.、轻木属*Ochroma* Sw.、猴面包树属*Adansonia* L.等的内珠被均为4–7层细胞，都与蚬木不同。胚胎学特征表明蚬木属是锦葵目中一个相对孤立的类群。

4 结论

基于蚬木大孢子发生和胚囊发育及其与相关类群胚胎学特征的比较，蚬木属与柄翅果属在胚胎学特征上最为接近，但在珠被细胞层数、大孢子孢原细胞数等方面不同。根据对锦葵目胚胎学已有文献的研究，珠被细胞层数在属内是一个稳定的性状，因此，胚胎学证据支持蚬木属的建立，这一研究结果也得到花粉形态(Tang & Gao, 1993)、分子系统学(Li et al., 2004)和木材解剖(唐亚等, 2005)结果的支持。在系统关系上，在广义锦葵科中，蚬木属仅与柄翅果属、翅子树属和非洲芙蓉族在胚胎学特征上最为接近，但与后两个类群在胚胎学和宏观形态上也有明显的差异。关于这些类群之间的关系，尚需做进一步的研究。

致谢 中国科学院成都生物研究所陈建中2002年协助采集材料，王春明协助2002年材料的部分制片工作；2002年部分材料制片在中国科学院植物研究所系统与进化植物学重点实验室进行并得到温洁的协助；云南省金平分水岭国家级自然保护区管理局毛龙华副局长、云南省金平县江兴文和江飞协助野外材料采集和野外观察。一并致谢。

参考文献

Alverson W S, Karol K G, Baum D A, Chase M W, Swensen S M, McCourt R, Systema J. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from *rbc*L sequence data.

American Journal of Botany 85: 876–887.

Alverson W S, Whitlock B A, Nyffeler R, Bayer C, Baum D A. 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndh*F sequence data. American Journal of Botany 86: 1474–1486.

APG (The Angiosperm Phylogeny Group). 2003. Synonymy of Malvaceae. http://www.meden.demon.co.uk/Malvaceae/Synonymy/.

Baum D A, Smith S D, Yen A, Alverson W S, Nyffeler R, Whitlock B A, Oldham R L. 2005. Phylogenetic relationship of Malvatheca (Bombacoideae and Malvoideae; Malvaceae sensu lato) as inferred from plastid DNA sequences. American Journal of Botany 91: 1863–1871.

Bayer C, Chase M W, Fay M F. 1998. Muntingiaceae, a new family of dicotyledons with malvalean affinities. Taxon 47: 37–74.

Bayer C, Fay M F, de Bruijn A Y, Savolainen V, Morton C M, Kubitzki K, Alverson W S, Chase M W. 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a recircumscribed order Malvales: a combined analysis of plastid *atp*B and *rbc*L DNA sequences. Botanical Journal of the Linnean Society 129: 267–303.

Bayer C, Kubitzki K. 2003. Malvaceae. In: Kubitzki K, Bayer C eds. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 5. Berlin: Springer-Verlag. 225–311.

Brummitt R K. 1992. Vascular Plant Families and Genera. Kew: Royal Botanic Gardens, Kew. 169.

Chang H-T (张宏达), Miau R-H (缪汝槐). 1978. The taxonomy of Excentrodendroideae, Tiliaceae. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni (中山大学学报) 1978 (3): 19–26.

Davis G L. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: John Wiley & Sons.

Hutchinson J. 1967. The Genera of the Flowering Plants. Vol. II. Oxford: Clarendon Press. 471–522.

Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag. 501–512.

Judd W S, Manchester S R. 1997. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological, anatomical, palynological and chemical characters. Brittonia 49: 384–405.

Kostermans A J G H. 1961. The genus *Burretiodendron* Rehder (Tiliaceae). Reinwardtia 6: 1–16.

Li J, Tang Y, Shoup S. 2004. Sequences of nrDNA support *Excentrodendron* and *Burretiodendron* (Malvaceae). Harvard Papers in Botany 9: 83–88.

Nyffeler R, Baum D A. 2000. Phylogenetic relationships of the durians (Bombacaceae-Durioneae or /Malvaceae/Helicteroideae/Durioneae) based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. Plant Systematics and Evolution 224: 55–82.

Pfeil B E, Brubaker C L, Craven L A, Crisp M D. 2002. Phylogeny of *Hibiscus* and the tribe Hibisceae (Malvaceae) using chloroplast DNA sequences of *ndh*F and the rp116 intron. Systematic Botany 27: 333–350.

Rao C V. 1949. Contributions to the embryology of Sterculiaceae—I. Journal of the Indian Botanical Society 28: 180–197.

Rao C V. 1950. Contributions to the embryology of Sterculiaceae—II. Journal of the Indian Botanical Society 29: 163–176.

Rao C V. 1951. Contributions to the embryology of Sterculiaceae—III. Journal of the Indian Botanical Society 30: 122–131.

Rao C V. 1952a. Floral anatomy of some Malvales and its bearing on the affinities of families included in the order. Journal of the Indian Botanical Society 31: 171–203.

Rao C V. 1952b. Contribution to the embryology of Sterculiaceae—IV. Journal of the Indian Botanical Society 31: 250–260.

Rao C V. 1952c. A contribution to the embryology of *Triumfetta rhomboidea* Jacq. and *Corchorus acutangulus* L. Journal of the Indian Botanical Society 31: 56–68.

Rao C V. 1954a. Embryological studies in Malvaceae—I. Proceedings of the National Institute of Science, India (B) 20: 127–150.

Rao C V. 1954b. A contribution to the embryology of Bombacaceae. Proceedings of the Indian National Science Academy 39: 51–75.

Rehder A. 1936. *Burretiodendron*, a new genus of Tiliaceae. Journal of the Arnold Arboretum 17: 47–49.

Silva C R S, Figueira A. 2005. Phylogenetic analysis of *Theobroma* (Sterculiaceae) based on Kunitz-like trypsin inhibitor sequences. Plant Systematics and Evolution 250: 93–104.

Tang Y (唐亚). 1992a. On the affinity of *Pterospermum* Schreb. (Sterculiaceae). Guihaia (广西植物) 12: 8–14.

Tang Y. 1992b. The systematic position of *Corchoropsis* Sieb. & Zucc. Cathaya 4: 131–150.

Tang Y (唐亚). 1992c. A study of *Melhania hamiltoniana* in relation to the systematic position of the genus. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) 14: 13–20.

Tang Y. 1998. Floral morphology and embryo sac development in *Burretiodendron kydiifolium* (Tiliaceae) and its systematic significance. Botanical Journal of the Linnean Society 128: 149–158.

Tang Y, Gao X-F. 1993. Pollen morphology of *Burretiodendron* sensu lato (Tiliaceae) and its systematic significance. Cathaya 5: 81–88.

Tang Y, Pan K-Y. 1994. Gametophytic development of *Melhania hamiltoniana* and its systematic significance. Cathaya 6: 67–74.

Tang Y, Mao L-H, Gao H. 2005. Over-exploitation and lack of protection is leading to a decline of a protected calcicolous tree species *Excentrodendron hsienmu* (Tiliaceae) in China. Biological Conservation 126: 14–23.

Tang Y (唐亚), Xie J-S (谢嘉穗), Gao H (高辉). 2005. A study of wood anatomy of *Burretiodendron* Rehder and *Excentrodendron* H. T. Chang & R. H. Miau and its systematic implications. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) 27: 235–246.

Tang Y, Gao H, Wang C M, Chen J Z. 2006. Microsporogenesis and microgametogenesis of *Excentrodendron hsienmu* (Malvaceae s.l.) and their systematic implications. Botanical Journal of the Linnean Society 150: 447–457.

Tate J A, Aguilar F, Wagstaff S J, La Duke J C, Slotta T A, Simpson B B. 2005. Phylogenetic relationships within the tribe Malveae (Malvaceae, subfamily Malvoideae) as inferred from ITS sequence data. American Journal of Botany 92: 548–602.

Whitlock B A, Bayer C, Baum D C. 2001. Phylogenetic relationships and floral evolution of the Byttnerioideae (“Sterculiaceae” or Malvaceae s.l.) based on sequences of the chloroplast gene, *ndh*F. Systematic Botany 26: 420–437.

Wu Z-Y (吴征镒). 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) Suppl. IV: 57.

Zhuge R. 1990. On the genus *Burretiodendron* sensu lato (Tiliaceae). Journal of the Arnold Arboretum 71: 371–380.